ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE
DE PARIS

DU NOYAU

DANS LES

CELLULES VÉGÉTALES & ANIMALES

STRUCTURE & FONCTIONS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION
(Section des sciences naturelles)

par

THOUVENIN (Maurice-François)

né à Nancy (Meurthe-et-Moselle), le 28 août 1857.

NANCY
IMPRIMERIE NANCÉIENNE, 1, RUE DE LA PÉPINIÈRE

1884

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE
DE PARIS

DU NOYAU

DANS LES

CELLULES VÉGÉTALES & ANIMALES

STRUCTURE & FONCTIONS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION
(Section des sciences naturelles)

par

THOUVENIN (Maurice-François)

né à Nancy (Meurthe-et-Moselle), le 28 août 1857.

NANCY
IMPRIMERIE NANCÉIENNE, 1, RUE DE LA PÉPINIÈRE

1884

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

ADMINISTRATION

MM. A. CHATIN, Directeur, Membre de l'Institut.
PLANCHON, BOUIS, } Administrateurs.
E. MADOULÉ, Secrétaire.

PROFESSEURS

MM. CHATIN	Betanique.
A. MILNE-EDWARDS.	Zoolegie.
PLANCHON	Histeire naturelle des médicaments.
BOUIS	Toxicologie.
BAUDRIMONT	Pharmacie chimique.
RICHE	Chimie inerganique.
LE ROUX	Physique.
JUNGFLEISCH	Chimie organique.
BOURGOIN	Pharmacie galénique.
MARCHAND	Cryptogamie.
BOUCHARDAT	Hydrelogie et Minéralogie.
PRUNIER, *Agrégé*...	Chimie analytique. (Cours complre.)

Professeur honoraire : M. BERTHELOT.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. J. CHATIN.	MM. QUESNEVILLE.
BEAUREGARD.	VILLIERS-MORIAMÉ.
CHASTAING.	MOISSAN.
PRUNIER.	

MAITRES DE CONFÉRENCES ET CHEFS DES TRAVAUX PRATIQUES

MM. LÉIDIÉ : 1re année......	Chimie.
LEXTRAIT : 2e année.....	Chimie.
GÉRARD : 3e année.	Micrographie.
BOURBOUZE : 3e année.	Physique.

Bibliothécaire : M. LEMERCIER.

JUGES DU CONCOURS

MM. CHATIN, *président*,
BOURGOIN,
DIACON,
JACQUEMIN,
MILNE-EDWARDS,
PLANCHON,
VAN TIEGHEM.

Juges suppléants.

MM. BAUDRIMONT,
MARCHAND,
BEAUREGARD,
CHASTAING.

Secrétaire : E. MADOULÉ.

CANDIDATS

MM. COURCHET,
GAY,
GÉRARD,
THOUVENIN.

DU NOYAU

DANS LES

CELLULES VÉGÉTALES ET ANIMALES

STRUCTURE & FONCTIONS



Les cellules qui composent l'immense majorité des plantes et des animaux possèdent dans leur intérieur un petit corps bien nettement défini, le noyau. Généralement, il n'y a qu'un seul noyau par cellule. Cependant, il n'est pas rare que, d'une manière temporaire ou définitive, une cellule en renferme plusieurs ou même un très grand nombre.

A l'origine, alors que les recherches microscopiques étaient, comparées à ce qu'elles sont aujourd'hui, encore très imparfaites, on croyait le noyau formé d'une substance homogène, sans différenciation apparente, au milieu de laquelle on apercevait un ou plus rarement plusieurs petits corps plus réfringents, les nucléoles.

Par suite des progrès de la technique, qui mit au service des recherches microscopiques l'emploi des réactifs, on est arrivé à reconnaître au noyau une structure complexe, aussi compliquée pour le moins que celle de la cellule, et

présentant des phénomènes dont une interprétation satisfaisante n'a pu être donnée que tout récemment.

Parmi les auteurs qui ont le plus contribué à faire la lumière sur ce sujet si difficile, il faut citer en première ligne MM. Strasburger, Flemming, Balbiani et Guignard.

I. — STRUCTURE DU NOYAU.

La grosseur des noyaux est assez variable; parmi les plus gros on peut citer ceux de la paroi du sac embryonnaire de la *Fritillaria imperialis*, dont le diamètre est de $0^{mm},06$, et ceux des glandes salivaires de la larve du *Chironomus*, qui peuvent atteindre jusqu'à $0,10^{mm}$; le diamètre des plus petits noyaux peut descendre jusqu'à $0^{mm},04$. Les noyaux sont tantôt sphériques, tantôt ovoïdes ; en général, tout noyau comprend dans son intérieur une charpente formée soit par un réseau, soit par un filament, et ordinairement accompagnée de un ou plusieurs nucléoles ; les interstices sont remplis par du suc nucléaire ; une *fine membrane limite* entièrement le tout.

Flemming décrit, dans le noyau en repos des cellules animales, un réseau à filaments fins, avec de la « chromatine » disposée par couches dans ces filaments. Il admet que, si la chromatine doit être regardée comme formant la plus grande partie de la masse dans le réseau, elle ne la constitue pas entièrement. Il fait aussi cette remarque, que la chromatine doit être vraisemblablement disposée dans le noyau au repos sous forme de petits grains.

Selon Strasburger, le filament consiste en une substance homogène, qu'il appelle l'hyaloplasme du noyau ou nucléohyaloplasme, et en des grains pour lesquels il a em-

ployé la désignation de microsomes nucléaires ou nucléo-microsomates.

Ces grains sont formés de chromatine ; ils prennent avidement les substances colorantes, tandis que l'hyaloplasme du noyau ne possède qu'une faible capacité tinctoriale.

Balbiani et Strasburger considèrent la charpente du noyau comme étant formée par un seul filament. Flemming penche pour une charpente ramifiée, pour un réseau, tout en reconnaissant que la question est discutable.

Ces deux opinions diffèrent moins qu'on ne pourrait le croire, et ont leur raison d'être ; car si l'existence d'un filament unique est évidente dans beaucoup de noyaux de cellules végétales ou animales, on a constaté que, dans certains noyaux, c'est un réseau qui constitue la charpente.

Strasburger, d'ailleurs, a été amené par des motifs théoriques à considérer la charpente du noyau comme formée par un filament unique ; il admet toutefois qu'elle peut avoir la forme d'un véritable filet. M. Guignard est aussi de cet avis.

En effet, dans des noyaux filles nouvellement produits, on voit les replis du filament pelotonné se dérouler de telle sorte que ces replis se placent à la longue à côté les uns des autres, puis, dans la suite, par endroits, ils se soudent latéralement, et un réseau est ainsi constitué.

Mais dans ce réseau le filament unique n'en persiste pas moins et n'a pas perdu son individualité ; ce qui le prouve, c'est qu'on le retrouve de nouveau dans le début des nouvelles phases de division comme un fil unique, dont les replis, étroitement serrés et emboîtés les uns dans les autres, sont sans discontinuité.

Dans certains noyaux dont la charpente forme des replis

très serrés et enchevêtrés, il est très difficile, voire même impossible de distinguer si elle est formée par un réseau ou par un filament continu; dans d'autres le doute n'est pas possible; tels sont par exemple les noyaux des cellules mères de pollen de l'*Allium*, où il est évident qu'il n'y a qu'un seul filament.

D'après Flemming, les noyaux, chez les animaux, possèdent généralement un réseau. Cependant, M. Balbiani a trouvé dans les noyaux des glandes salivaires des larves de *Chironomus* un filament unique très bien caractérisé, et deux gros nucléoles. Ce filament forme un cordon cylindrique enroulé sur lui-même à la façon d'un intestin; son diamètre est en moyenne de $0{,}015^{mm}$, mais il n'est pas uniforme dans toute son étendue; certaines parties sont plus larges, d'autres plus étroites; chez les jeunes, ce cordon est continu dans toute sa longueur; chez celles qui sont plus âgées il est souvent divisé en fragments.

Lorsque le cordon est continu dans toute sa longueur, il aboutit par chacune de ses extrémités libres à un nucléole, lequel pénètre en conservant son diamètre ou en s'amincissant un peu.

La structure du cordon n'est pas homogène; elle présente des stries transversales sombres, alternant régulièrement avec des bandes d'une substance intermédiaire claire.

Suivant M. Balbiani, dans le cas présent, les bandes sombres seraient constituées par une substance solide ou demi-solide, et les bandes claires par un liquide. Ce qui, d'après ce savant, en serait la preuve, c'est que, aux endroits où le cordon se recourbe, les bandes sombres présentent partout la même largeur, au côté convexe comme au côté concave de la courbure, tandis que les bandes claires vont en s'élargissant du côté concave au côté convexe.

Ces disques épais seraient formés de la soudure d'un eertain nombre de disques minees de substanee chromatique; ils seraient de plus eomplètement indépendants les uns des autres. On peut s'en assurer en exerçant une eompression qui augmente les intervalles qui les séparent.

Au point où le eordon plonge dans la substance du nucléole, les disques eessent d'être visibles. A une petite distanee du point de jonction du nueléole et du eordon, on trouve, sur ee dernier, un renflement discoïde assez épais, renflement formé, comme on le verra plus loin, d'une substanee qui, sous l'action des réaetifs, ne se eomporte pas eomme eelle des disques du noyau, mais se rapproche de la substance qui eonstitue les nueléoles.

Baranetzki, étudiant les noyaux des eellules de *Tradescantia*, a remarqué que, là aussi, les filaments montrent une rayure transversale qui, selon lui, doit être produite par une spirale enroulée transversalement et formée d'une substance solide entre laquelle se trouverait une substanee molle.

Strasburger a nié eette interprétation. Il est d'avis que cette rayure est produite par des disques de substanee solide séparée par des bandes étroites de substanee interstičielle fluide, d'hyaloplasme.

Le filament du noyau, étudié dans les eellules de la couche pariétale du sae embryonnaire de la *Fritillaria imperialis*, présente aussi, dans les premières phases de la division du noyau, une rayure transversale, produite encore, selon Strasburger, par la sueeession de disques microsomaires placés à la suite des autres, et séparés par d'étroites bandes d'hyaloplasme.

Tout dernièrement, le Dr Korschelt a repris l'étude du noyau dans les cellules des glandes salivaires des larves

de Chironomus. Dans ce travail, dont la publication n'est pas encore terminée, il combat certaines assertions de Balbiani et, en particulier, ne s'accorde pas avec lui sur la constitution du cordon.

Pour M. Korschelt, le sillonnement transversal des rubans n'est pas produit par des couches alternant régulièrement d'une substance solide, ou demi-solide, et d'un même fluide, en un mot, par la réunion de couches différentes; mais provient d'une suite de replis qui se trouveraient sur la surface interne du cordon.

Voici les principaux motifs que M. Korschelt invoque à l'appui de son opinion :

1° A un fort grossissement, on reconnaît que le bord des rubans rayés est entaillé et que, par conséquent, la surface même de ces rubans doit être pourvue d'élévations et d'enfoncements.

2° En levant et en abaissant le tube du microscope, il arrive que les lignes, qui d'abord paraissaient claires, deviennent foncées et *vice versa*. Naturellement; car si l'on met au point les parties saillantes, elles paraîtront claires, et les enfoncements sombres; tandis que, si l'on abaisse le tube, le contraire se produira.

3° Soumises à l'action des différents réactifs colorants, toutes les différentes parties du filament se colorent également. Ainsi, sur les préparations teintes par le vert de méthyle, les parties en saillie paraissent plus foncées que les creux; mais cela ne vient que des différentes réfringences de ces deux parties; on peut s'en apercevoir en haussant et en baissant le tube.

M. Korschelt est aussi d'avis que les rayures transversales, observées sur les filaments des noyaux végétaux, sont produites par des replis de la surface du filament.

Peut-être, ajoute-t-il, il paraîtra risqué de comparer les éléments appartenant à des êtres si différents; mais la grande ressemblance de ces éléments des deux règnes entraîne involontairement à une telle comparaison.

Un point difficile à éclaircir, est de savoir si le filament possède une membrane d'enveloppe propre.

M. Balbiani est porté à croire à l'existence de cette membrane, au moins pour ce qui regarde les noyaux déjà étudiés des larves de Chironomus, parce que, lorsqu'on exerce une compression de manière à déterminer l'écartement des disques, on continue à voir la ligne de contour extérieure dans l'intervalle des disques. Malgré cela, M. Balbiani hésite encore; car c'est sur des préparations conservées par les réactifs qu'il a fait ses observations. M. Korschelt n'a pas observé cette membrane d'enveloppe.

Généralement, outre le filament, on trouve encore dans le noyau un ou plusieurs nucléoles.

Les nucléoles se comportent ordinairement comme les microsomes chromatiques vis-à-vis des réactifs colorants; entre eux et ces derniers, on trouve aussi tous les *passages*.

Souvent ils se présentent comme des granulations un peu plus volumineuses que les microsomes chromatiques et, comme eux, sont contenus dans le filament. C'est ce qu'on remarque pour les nucléoles des noyaux adultes de l'albumen des Lis. Souvent, dans un noyau, on distingue un nucléole principal et des nucléoles accessoires; mais entre le premier et le dernier on peut constater qu'il y a la même transition qu'entre ceux-ci et les microsomes chromatiques.

Quand le nucléole est seul, il est généralement concentrique et assez éloigné de la limite du noyau.

Si le nucléole est volumineux, il ne se trouve plus sur

le trajet du filament, mais il est simplement en contact avec lui. Tels sont, en particulier, les nucléoles des cellules mères polliniques.

Dans les cellules animales, le nombre des nucléoles peut changer périodiquement; cela n'a pas jusqu'à présent été remarqué dans les cellules végétales.

On peut compter, parmi les plus gros nucléoles, ceux qui ont été étudiés par Balbiani dans les larves de *Chironomus*. Chaque cellule de glandes salivaires en contient deux gros, qui atteignent une largeur de 0,03 à 0,04^{mm}. Leurs contours sont irréguliers; ils présentent un aspect très varié, et sont constitués par une substance granuleuse, très réfringente, creusée de plusieurs vacuoles. Souvent, ces deux nucléoles sont unis l'un à l'autre par une sorte de pont; d'autres fois, ils se confondent en un seul nucléole, dont le diamètre est double de celui des nucléoles isolés. On a vu plus haut que, dans ces noyaux, chacune des extrémités du filament vient aboutir et pénètre dans un nucléole.

Les nucléoles n'ont pas de membrane d'enveloppe.

Il est généralement admis, dit M. Guignard, qu'une partie de la chromatine a son siège dans le filament nucléaire et que l'autre partie est contenue dans les nucléoles.

Cependant, tout en étant formés de chromatine, comme le filament nucléaire, les nucléoles s'en distinguent souvent par leurs propriétés optiques et leur pouvoir colorant.

Il est des nucléoles qui, soumis à l'action des mêmes réactifs, se colorent autrement que le filament nucléaire.

Ainsi, dans les noyaux des glandes salivaires des larves de *Chironomus*, le vert de méthyle colore fortement le filament, mais est sans action sur les nucléoles; ces derniers

se colorent vivement avec le carmin et l'hématoxyline, tandis que le filament est très peu coloré.

Dans les cellules mères de pollen du *Listera ovata*, les nucléoles se colorent parfois en rouge jaune par l'hématoxyline, et le filament en violet foncé.

Quoi qu'il en soit de ces différences, M. Guignard est d'avis que beaucoup de nucléoles paraissent tirer leur origine des microsomes nucléaires.

Flemming regarde les nucléoles comme des parties de substance particulière qui se distinguent du réseau et du suc du noyau.

Les observations de Strasburger concordent avec celles de Flemming : il ajoute même qu'il ne regarde pas les nucléoles comme étant des parties de la substance vivante du noyau de la cellule ; il les considère comme une matière de réserve placée momentanément en dehors de son activité.

Le fait bien constaté que, pendant la division du noyau, ils se dissolvent dans le suc nucléaire pour réapparaître dans les cellules filles, prouve cette opinion.

Les interstices laissés dans le noyau entre les replis du filament et le nucléole sont remplis par un suc, appelé jusqu'à présent le suc du noyau, et pour lequel Strasburger a proposé dernièrement la dénomination de nucléochyme.

Le nucléochyme n'offre aucun élément figuré ; quand il y trouve quelques fines granulations, Flemming les attribue à l'effet des réactifs ; il dit aussi expressément qu'il peut être teint et représente toujours une substance visqueuse.

Strasburger regarde cette dernière donnée comme vraisemblable et, en complétant à propos des cellules des

plantes, il ajoute que le suc du noyau est, en fait, capable d'être teint, mais non dans tous les états de développement du noyau de la cellule.

Dans la Fritillaire, le suc du noyau peut être teint à l'état de repos; avec la formation du filament du noyau, il perd sa faculté d'être coloré. Il serait donc possible de croire, dit Strasburger, que la substance tinctoriale du suc du noyau a contribué à la nourriture du filament.

Quand les nucléoles commencent à se dissoudre, autour d'eux le suc du noyau recommence à se colorer; quand il n'y a plus que quelques restes des nucléoles, le suc du noyau dans toute sa masse est distinctement coloré.

Ce fait qui, une fois constaté, peut être retrouvé dans des cas innombrables, mène sûrement à la conclusion que les nucléoles, dans la Fritillaire, ne sont pas reçus dans le filament du noyau comme on l'avait cru généralement, mais se dissolvent dans le suc du noyau, qui leur doit alors sa capacité tinctoriale.

C'est, suivant Strasburger, la preuve que la substance des nucléoles n'est pas identique à celle des microsomes.

A sa périphérie, le noyau est recouvert d'une membrane, la membrane nucléaire. Chez les animaux, dans plusieurs cas, son existence avait été niée, mais sans preuves suffisantes, comme l'a fort bien démontré Flemming.

Cette membrane, qui est d'autant plus visible que le réseau est moins serré, présente souvent un double contour très net. Elle se montre très poreuse à un fort grossissement et paraît formée par des granulations. On s'était même demandé si cette membrane n'était pas perforée, et si, par suite, une communication n'était pas établie entre les éléments figurés du noyau et ceux de la cellule.

On a pu constater qu'il n'en est pas ainsi, et que les échanges qui peuvent exister entre le cytoplasme et la substance du noyau sont de nature osmotique.

Strasburger admet que la membrane nucléaire est formée par un réseau très serré de cytohyaloplasme.

Dans un bon nombre d'organismes inférieurs, le noyau n'a pu être mis en évidence ; tels sont les cyanophycées, les saccharomycètes. Cependant, on a pu reconnaître dans quelques-uns, au moyen des réactifs, la présence de la nucléine, qui est sans doute éparpillée sous forme de fins granules dans le corps protoplasmique de ces organismes.

II. — DIVISION DU NOYAU.

La bipartition du noyau peut se faire de deux manières différentes : le plus souvent elle n'arrive qu'à la suite d'une foule de phénomènes très compliqués ; d'autres fois elle est l'effet d'un simple étranglement du noyau.

On donne le nom de division directe à ce dernier mode de bipartition, l'autre est appelé division indirecte.

1° Division indirecte.

Les phénomènes qui se succèdent dans le cours de la division indirecte du noyau ont été groupés en un certain nombre de phases assez bien caractérisées.

1° La phase d'introduction à la division indirecte du noyau commence par la formation du filament pelotonné. Pour cela, les fils du réseau, si c'est un réseau qui existe dans la cellule au repos, se contractent ; les ponts qui

unissaient les replis les uns aux autres se rompent et on a un filament unique. Dans ce filament, les microsomes ne forment plus de rangées simples, comme c'était la plupart du temps dans le noyau au repos ; mais ils se rapprochent les uns des autres et forment des rangées multiples. En beaucoup d'endroits, l'augmentation en grosseur du filament a l'air de provenir d'une soudure latérale des replis primitifs disposés en zigzag. Pourtant, cette augmentation peut s'expliquer d'une manière plus simple, si on la regarde comme la conséquence immédiate de la contraction.

Un raccourcissement des filaments se relie toujours, en tous cas, à leur augmentation en grosseur.

Les microsomes se fusionnent de manière à former des granulations plus grosses ou des disques, qui sont placés à la suite les uns des autres, et sont séparés par des bandes très étroites d'hyaloplasme.

La substance microsomaire a considérablement augmenté dans le noyau qui est entré dans les phases de division. Si l'on considère, d'autre part, la petite quantité d'hyaloplasme développée dans le filament du noyau sous l'aspect de substance insterticielle, on est disposé à croire que cette substance a été employée, en partie, à la formation des disques de microsomes.

Car dans les cellules au repos, la quantité d'hyaloplasme n'était pas seulement relativement, mais aussi absolument plus grande ; sa quantité a décru pendant la formation du filament pelotonné.

En résumé, dans cette phase de division, le filament du noyau a acquis une grosseur égale en tous ses points et des contours à peu près lisses.

Quand le noyau renferme plusieurs nucléoles, la fusion

de ces nucléoles en un seul précède la plupart du temps le commencement des phases de la division. Cette fusion a été remarquée dans les noyaux qui se trouvent sur la paroi du sac embryonnaire du *Galanthus nivalis* et aussi dans les noyaux des cellules de l'Hydre.

Chez les plantes comme chez les animaux, au commencement des phases de la division du noyau, on voit le cytoplasme se rassembler près des futurs pôles du noyau de la cellule.

Ce phénomène est souvent tout à fait frappant dans les cellules animales et atteint son maximum dans les œufs animaux. Dans la substance cellulaire qui avoisine les deux pôles du noyau, les granulations se disposent en rayonnant de telle façon que le noyau est alors pourvu de deux systèmes radiés.

Dans quelques plantes, notamment dans l'Hyacinthus orientalis, une disposition analogue a été observée.

Si l'on examine les noyaux des cellules de la paroi du sac embryonnaire du Galanthus nivalis, on remarque qu'au commencement des phases de la division, ces noyaux se montrent enveloppés dans une masse de cytoplasme sillonnée et fusiforme. Cette masse s'étend dans la direction du futur fuseau du noyau en voie de division, et elle est rayée longitudinalement suivant cette même direction.

Ces phénomènes se présentent autour des noyaux cellulaires dans lesquels on ne peut distinguer aucune opposition polaire.

Une opposition dicentrique dans le protoplasme environnant paraît donc précéder toute ordonnance dicentrique dans le noyau de la cellule.

Cela prouve que le cytoplasme ne peut absolument pas

jouer un rôle tout à fait inactif dans la division du noyau.

Chez les animaux, le nucléole disparaît quand le peloton nucléaire commence à se former ; chez les plantes, la disparition des nucléoles peut avoir lieu à cette phase, surtout quand ils sont petits; mais souvent aussi ils persistent et ne disparaissent qu'au moment où s'opère la segmentation du peloton nucléaire, ou même après qu'elle s'est faite.

Flemming est d'avis que les nucléoles se dissolvent peu à peu et cèdent leur chromatine au peloton nucléaire. Strasburger croit, au contraire, que leur substance reste en partie dans le suc du noyau; il donne, à l'appui de son opinion, l'exemple suivant :

« Presque pendant le même temps que le filament nucléaire se segmente, les nucléoles, dans la *Fritillaria imperialis*, commencent à perdre la netteté de leurs contours; pour cette raison, le suc du noyau, autour de ces mêmes nucléoles, recommence à pouvoir se colorer. Bientôt après, il n'y a plus que quelques restes du nucléole, tandis que dans toute sa masse le suc du noyau est colorable. »

Ce fait qui, une fois constaté, peut être retrouvé dans des cas innombrables, mène sûrement, d'après Strasburger, à la conclusion que les nucléoles de la *Fritillaria* ne sont pas reçus dans le filament, mais se dissolvent dans le suc du noyau.

Si l'on examine les noyaux qui se trouvent dans la paroi du sac embryonnaire du *Leucoïum æstivum*, on voit, après la complète formation du peloton nucléaire, le nucléole s'émietter; des fragments se répandent çà et là dans le noyau; même il arrive souvent que quelques-uns sortent du noyau et vont se dissoudre dans le cytoplasme environnant. Ces phénomènes sont constants et ne peuvent être attribués à l'action des réactifs.

Si l'on fait des coupes à travers de jeunes anthères dans lesquelles la division des cellules mères du pollen ne s'est pas encore accomplie, on voit, dans les noyaux cellulaires ellipsoïdes, un épais réseau de fils très fins, et dans ce réseau un assez grand nombre de nucléoles relativement petits.

Plus tard, on voit un peloton filamenteux fortement enroulé, dans lequel les nucléoles ont disparu.

Dans cet état, le noyau cellulaire est sensiblement agrandi, et le peloton filamenteux se contracte très facilement sous l'influence des réactifs.

On remarque aussi qu'une substance très réfringente s'amoncelle en un point de la paroi du noyau.

Cet amoncellement a d'abord la forme d'une lentille très plate, mais qui s'épaissit bientôt; sa substance se teint moins fortement que celle des nucléoles; elle perd encore, dans la suite, ses facultés tinctoriales.

M. Strasburger a désigné cette masse sous le nom de *paranucléole;* « car on sait, dit-il, que les nucléoles se dissolvent dans le suc du noyau et qu'ils peuvent ensuite en être isolés; il ne serait donc pas improbable, continue-t-il, que ce paranucléole eût quelques rapports avec la substance nucléolaire. »

Par l'époque de sa formation, l'endroit de son apparition et, en partie aussi, par ses réactions, le paranucléole s'écarte des nucléoles ordinaires.

Qu'il sorte de la figure du noyau, comme il arrive quelquefois, cela n'étonne plus comme auparavant; car on a rencontré, par exemple dans la matière pariétale du sac embryonnaire du Leucoïum, des parcelles de nucléoles en dissolution dans le cytoplasme.

2° Dans la seconde phase on range la segmentation du

filament pelotonné, avec les modifications que présentent les segments isolés, avant et après la disparition de la membrane du noyau.

Généralement, quand la segmentation du filament s'opère, ses replis s'étendent indistinctement dans tous les sens.

Cependant, quelquefois, les replis du filament prennent une direction déterminée.

Ainsi dans les noyaux de la paroi du sac embryonnaire du *galanthus nivalis*, les replis du filament sont disposés longitudinalement. Strasburger, dans certains cas, a signalé une disposition diagonale et même transversale. Toutes ces variations n'ont pas une grande importance, car on peut les rencontrer dans les différents tissus d'une même plante.

Le nombre des segments est presque toujours le même pour les noyaux d'un même tissu.

Dès qu'ils sont formés, les segments se comportent de différentes façons, selon le tissu examiné.

Ainsi, dans les noyaux des cellules mères du pollen du *Lilium Martagon*, dit M. Guignard, les segments continuent à se raccourcir en se contractant, et, par suite, deviennent plus épais; puis chaque segment se courbe vers le milieu de sa longueur, ses deux moitiés se rapprochent l'une de l'autre et se soudent longitudinalement.

La direction des segments est, à ce moment, encore variable; tantôt ils adhèrent dans toute leur longueur à la membrane nucléaire; tantôt ils ne sont en contact avec elle que par un bout.

Le point où se fait la courbure regarde généralement le centre; cependant le contraire s'observe dans les noyaux des cellules mères polliniques de la Fritillaria persica.

En outre, dans cette plante les deux moitiés de chaque segment ne se soudent pas dans toute leur longueur, et leur ensemble a la forme d'un Y dont les jambes seraient dirigées vers le centre.

Strasburger n'est pas actuellement de l'avis de M. Guignard. « Je croyais primitivement, dit-il, que les segments se courbaient par le milieu, puis que les deux moitiés se rapprochaient l'une de l'autre; mais cette opinion était fausse; les segments, encore passablement longs, se contractent et deviennent d'une grosseur qui correspond au raccourcissement. »

Voilà pour cette phase les différences d'opinion qui existent entre Strasburger et Guignard, relativement aux noyaux des cellules mères du pollen.

Dans les autres tissus végétaux et animaux, les noyaux de l'albumen du Lilium Martagon et ceux de la Salamandre, par exemple, les segments se plient en un point de leur longueur et se disposent de telle sorte que la partie courbée regarde le centre, et les branches la périphérie de la figure.

Souvent presque en même temps, quelquefois un peu après la segmentation du filament, la membrane nucléaire disparaît (fig. 2).

Aussitôt qu'elle a disparu, le suc du noyau devient granuleux. Les granulations ne sont pas des corpuscules du noyau dissous, comme on peut le constater très facilement dans les noyaux dont les nucléoles ont commencé à se dissoudre avant la disparition de la paroi nucléaire. Il est bien visible que cette formation granuleuse du suc du noyau provient du cytoplasme dont il est pénétré.

La quantité de cytoplasme qui a pénétré n'est pas du reste assez abondante pour rendre le suc du noyau aussi

granuleux que le cytoplasme qui l'entoure, et qui déborde sans obstacle dans l'intérieur du noyau. Une limite reste pourtant, quoique marquée d'une manière peu tranchée par le suc du noyau capable de se teindre, et qui, en dépit de la disparition de la paroi, se tient dans l'espace qu'occupait précédemment le noyau.

Le cytoplasme, en pénétrant ainsi dans le noyau, refoule vers le centre les éléments chromatiques, qui jusqu'à ce moment étaient plus ou moins éloignés les uns des autres.

3° Dans la troisième phase, on voit apparaître des fils achromatiques qui vont d'un pôle à l'autre du noyau, et dont le nombre est en rapport avec celui des segments chromatiques qui se rangent maintenant dans le plan équatorial du fuseau formé par les fils achromatiques, et produisent dans ce plan une figure plus ou moins régulière et offrant, selon les sujets observés, des caractères différents; c'est la plaque nucléaire. Strasburger désigne sous le nom de fuseau du noyau la figure formée par les fils achromatiques et par la plaque nucléaire.

Flemming et Pfitzner appellent fuseau la seule figure formée par les fils achromatiques.

A propos de l'origine des fils achromatiques, deux opinions sont en présence. Les uns, et en particulier Flemming, les font provenir de la substance même du noyau ; les autres, Strasburger, Guignard, etc., n'hésitent pas à les rapporter au cytoplasme.

Dans ses observations sur la Salamandre, Flemming conclut à l'origine nucléaire des fils achromatiques, parce que, dit-il, il peut voir entre les segments chromatiques entourés de la membrane du noyau, des cordons pâles, granuleux et très grêles.

Dans maintes figures, où la membrane nucléaire existait encore, il a distingué, en deux endroits qui sont les deux pôles du fuseau futur, une disposition radiaire de cordons pâles se dirigeant vers l'intérieur.

Flemming conclut en disant, qu'à cette question : d'où viennent les cordons achromatiques ? on doit donner cette réponse : ils viennent des parties figurées du noyau au repos, donc du réseau et des nucléoles.

La formation des fils achromatiques au moyen de la substance cellulaire paraît tellement impossible à Flemming, qu'il ne pose pas même la question dans son travail.

Cependant, Flemming lui-même, considérant que, dans certains ovules animaux et maintes cellules végétales, la masse des fils achromatiques est très considérable, a été entraîné à admettre la possibilité d'un renforcement des fils achromatiques au moyen de la substance cellulaire.

Il ne s'agirait pas en tous cas, pense-t-il, d'une pénétration, d'une croissance propre venant des pôles, mais d'un mélange de suc cellulaire, de suc nucléaire et de la substance achromatique.

Strasburger, d'après ses recherches sur les végétaux, affirme que les cordons du fuseau sont formés aux dépens du cytoplasme qui a pénétré dans le noyau. Il s'appuie sur ce fait, qu'avant la disparition de la membrane nucléaire, il n'a jamais vu apparaître les fils du fuseau, mais que leur formation suit toujours la résorption de cette membrane.

Flemming, dans les noyaux de *Spirogyra*, a trouvé un argument en faveur de son opinion ; il affirme avoir vu, dans les noyaux de cette plante, les fils achromatiques du

fuseau apparaître avant la disparition de la membrane nucléaire.

Strasburger vient d'étudier ces noyaux et n'est pas ébranlé dans son opinion. Il ne conteste pas qu'ici l'apparition des fils achromatiques précède la résorption de la membrane nucléaire ; mais il a remarqué que, justement, cette membrane, vue d'un pôle, présente, en cet endroit, l'apparence d'un crible, et que, en coupe, elle apparaît, aux extrémités du fuseau, comme une rangée de points séparés par les fils du fuseau.

Il admet, par conséquent, une pénétration du cytoplasme aux pôles à travers la paroi du noyau.

Zacharias pense que les fils achromatiques proviennent du noyau.

Pour cet auteur, le noyau au repos consiste en nucléine et en plastine ; la plastine formerait les microsomes nucléaires ; la nucléine, l'hyaloplasme et les nucléoles. Et, pendant la division, il affirme que la plaque nucléaire provient des microsomes, et les fils du fuseau de l'hyaloplasme.

Dans les cellules mères du pollen de l'*Helleborus fœtidus*, pendant la division, les microsomes nucléaires abandonneraient l'hyaloplasme pour former la plaque du noyau, et au fur et à mesure que cela se ferait, la substance qui se trouverait dans les parties du noyau dont se sont retirés les corps nucléaires, prendrait successivement la forme de fils du fuseau.

Strasburger remarque encore ici que toujours la paroi du noyau disparaît avant l'apparition des fils achromatiques.

De plus, il oppose aux affirmations de Zacharias l'expérience suivante. Il traite par l'acide chlorhydrique fumant,

qui a la propriété de dissoudre la plastine, les noyaux en état de division de la paroi du sac embryonnaire de la *Fritillaria imperialis*, et il voit que l'image des noyaux qui ont déjà formé les fils du fuseau est fort belle après l'action de l'acide chlorhydrique. Tandis que les éléments de la plaque nucléine restent peu prononcés, les fils du fuseau apparaissent très nettement. Si on fait subir le même traitement à un noyau au repos, on remarque que sa paroi devient très nette et possède les mêmes réactions que les fils du fuseau.

Flemming a remarqué, au sujet de la Salamandre, que les fils du fuseau ne présentent pas les mêmes réactions que les rayons polaires qui se trouvent dans le cytoplasme.

Strasburger répond que cela n'indique pas que les fils achromatiques ne soient pas de nature cytoplasmique; car le cytoplasme de ces fils prend, en tous cas, une structure finement granulée, et la réaction de l'ensemble des fils du fuseau est influencée par le suc nucléaire qui se trouve entre eux.

M. Guignard est du même avis que Strasburger. Pour lui, les fils du fuseau sont d'origine cytoplasmique. MM. Zalewski et Soltwedel regardent les fils du fuseau comme des tubes creux, dans lesquels les microsomes se déplaceraient pour former la plaque nucléaire. Il n'y a pas lieu de s'arrêter à cette opinion contre laquelle protestent tous les faits.

Pendant la formation des fils achromatiques, les segments chromatiques s'orientent à l'équateur du fuseau pour former la plaque nucléaire. Dans la Salamandre, ils ont pris d'abord la forme d'un V; la pointe se dispose vers le centre, et les extrémités des branches vers la périphérie; l'ensemble a l'apparence d'une étoile.

C'est à cause de cette apparence que Flemming a donné le nom d'étoile à la plaque nucléaire.

Dans le milieu de cette figure étoilée il n'y a pas de segments, ce qui ne se rencontre que dans les cellules mères polliniques du *Lilium*.

Généralement, dans les plantes, excepté dans les noyaux des cellules mères du pollen, dont il a déjà été parlé, les segments chromatiques, une fois rassemblés pour former la plaque nucléaire, dirigent une de leurs moitiés vers le pôle parallèlement à l'axe du fuseau, et l'autre est située plus ou moins dans le plan de l'équateur, ou recourbée en forme de crochet.

4° C'est dans cette phase que l'on peut placer la division de la plaque nucléaire.

En résumé, cette division se fait ainsi : chaque segment se divise longitudinalement en deux segments.

D'après Flemming, Strasburger, Meuger, chacun de ces nouveaux segments se sépare pour se répartir, l'un dans l'un des noyaux filles, et l'autre dans l'autre.

Le moment où se produit cette division longitudinale des segments donne lieu jusqu'à présent à des discussions.

Flemming pense que cette division longitudinale des segments commence dès que le peloton nucléaire s'est formé, et se continue jusqu'au stade de la plaque nucléaire.

Retzins n'est pas de cet avis; il croit que cette division n'a lieu qu'une fois que la plaque nucléaire est formée.

Si l'on examine, par exemple, les noyaux de la paroi du sac embryonnaire de la *Fritillaria imperialis*, au moment de la division longitudinale des segments, voici ce que l'on voit :

La plaque nucléaire est formée de segments recourbés à

l'équateur, et présentant une extrémité plus longue vers les pôles, et plus courte à l'équateur.

Lés segments qui occupent l'intérieur de la plaque sont presque tous parallèles entre eux et au grand axe du fuseau du noyau; ceux qui se trouvent sur les bords s'inclinent vers l'extérieur.

Avant de se diviser, les segments s'aplatissent comme un ruban (fig. 5). Au début de leur division longitudinale ils subissent, dans le voisinage de l'équateur, une torsion de 90°, de telle façon que là ils apparaissent à l'observateur sur leur branche étroite (fig. 6).

Les deux segments jumeaux produits par chaque segment, et qu'on peut appeler les segments filles, se séparent maintenant d'une manière distincte, que l'on peut voir dans les figures 7, 8 et 9.

Dans la figure 7, les deux segments filles sont encore attachés à l'extrémité polaire; mais ils sont séparés l'un de l'autre à l'extrémité équatoriale.

Cette séparation s'opère dans la direction de l'axe longitudinal du fuseau.

Les segments inclinés, et souvent très fortement, qui sont sur les bords de la plaque, font voir cette séparation de leurs segments jumeaux à leur extrémité équatoriale (fig. 7) et distribuent aussitôt leurs segments filles sur les deux côtés de la plaque nucléaire. Cette marche est très distincte sur les figures 7 et 8. Puis tous les segments filles se séparent entièrement. Si on examine ceux qui sont au centre de la plaque nucléaire, on voit que dans chaque couple un de ces segments filles s'avance vers le pôle opposé, en glissant le long de l'autre segment qui reste en place. On a de la sorte une séparation des segments en deux groupes bien distincts (fig. 11).

Ces segments s'incurvent alors le plus souvent vers le milieu de leur longueur, de façon à représenter un V plus ou moins régulier. D'autres fois, une des branches est plus courte que l'autre et les segments ont la forme de crochets ou d'hameçons.

Dans tous les cas, l'angle ou la courbure de chaque segment regarde le pôle correspondant.

Ces phénomènes ne se produisent pas dans tous les segments en même temps; généralement, quelques-uns sont en avance, quelques autres en retard. De plus, ils ne se comportent pas tous avec une grande régularité; aussi, dans cette phase, les préparations sont très difficiles à comprendre et à interpréter.

Il faut maintenant examiner la division du noyau dans les cellules mères du pollen.

M. Guignard, qui a étudié la division dans les noyaux du *Lilium Martagon*, donne la description suivante :

Aussitôt après la segmentation du filament, les branches d'un même segment, se courbant vers le milieu de leur longueur, rapprochent leurs deux moitiés l'une de l'autre et, peu à peu, il se fait entre elles un accolement longitudinal; la membrane du noyau se résorbe, les fils achromatiques apparaissent et les segments se disposent à l'équateur du fuseau pour former la plaque nucléaire; dans le cas présent, l'extrémité de chaque bâtonnet la plus rapprochée du centre correspond au point où s'est opérée la courbure du segment primitif. Quelquefois, la disposition est inverse; ainsi, dans les cellules mères polliniques de la *Fritillaria persica*, c'est la courbure qui est tournée vers la périphérie ; de plus, la soudure des deux moitiés du segment n'est pas complète et il a la forme

d'un Y, dont les jambes regardent le centre et se dirigent l'une et l'autre vers chacun des deux pôles du fuseau.

On observe bientôt, dit M. Guignard, une division de chaque bâtonnet en ses deux moitiés constitutives. Les branches, qui s'étaient rapprochées et soudées, se séparent l'une de l'autre, en offrant des dispositions variées.

Les deux moitiés s'isolent ensuite complètement par une rupture qui se produit à l'endroit de la courbure du segment chromatique. Dès lors, le nombre des bâtonnets est double; au lieu de douze, on en compte vingt-quatre.

Chacune des moitiés entrera dans la formation d'un noyau fille.

M. Guignard admet que, dans tous les noyaux des cellules mères polliniques, les choses se passent ainsi.

Strasburger, étudiant récemment les noyaux des cellules mères polliniques de la *Fritillaria persica*, est amené à dire ceci :

« Je croyais primitivement que les segments se pliaient et se rapprochaient dans le sens de la longueur; mais mon opinion était fausse. Les segments, encore passablement longs, se contractent, deviennent beaucoup plus courts, prennent une grosseur qui correspond au raccourcissement, puis ils s'élargissent et se fendent dans le sens de la longueur. »

La division longitudinale des segments se produit donc ici beaucoup plus tôt que dans les cas observés jusqu'alors; elle s'effectue avant la disparition de la paroi du noyau. La division n'est pas cependant complète ainsi dans la Fritillaire, à la phase qui est étudiée dans ce moment; chaque élément de la plaque nucléaire présente un couple jumeau de segments, quand même une fusion s'opère, comme il arrive le plus souvent sous l'influence des réac-

tifs. Chaque couple de segments a l'aspect d'un V, avec un pied deux fois aussi fort que les branches. Le pied est double, et les branches ne présentent plus que des segments simples.

Le pied est dans le plan équatorial et orienté vers le dehors; les branches suivent les fils du fuseau, dont le nombre est égal au nombre des couples de segments.

Cette manière de voir concorde davantage avec ce qui se passe dans la division du noyau des autres tissus, tant végétaux qu'animaux. Si, surtout, l'on rapproche cette division anticipée des segments de ce qui se passe dans la Salamandre, où, d'après Flemming, la division longitudinale des segments commence dès qué le peloton nucléaire se forme, on est porté à admettre l'interprétation de Strasburger et à reconnaître que cette division anticipée, qui n'avait jusqu'à présent été observée que chez les animaux, présente un intéressant rapprochement entre ceux-ci et les végétaux.

5° On a vu que, chez les végétaux comme chez les animaux, les segments s'étaient divisés longitudinalement et pour former deux groupes de bâtonnets chromatiques. C'est le transport et l'orientation de ces bâtonnets aux pôles du fuseau qui vont être étudiés maintenant.

Les bâtonnets, suivant le trajet des fils du fuseau, arrivent aux pôles.

Là, ils s'orientent et présentent une disposition radiaire qui rappelle celle de la plaque nucléaire du noyau mère.

Entre les deux groupes de segments qui se sont ainsi séparés, on voit les fils achromatiques; on constate alors que, chez les plantes, leur nombre s'est augmenté, qu'il s'est intercalé de nouveaux fils entre les anciens; on peut

aussi nettement reconnaître que le suc du noyau est resté entre ces fils.

6° Les segments, qui étaient assez distants les uns des autres, ne tardent pas à se rapprocher ; ils présentent des courbes et des ondulations ; de plus, ils se sont raccourcis, ont grossi (fig. 12), et ont acquis une épaisseur presque égale à celle qu'avaient les segments chromatiques au moment de la formation de la plaque nucléaire.

Ensuite, ils se soudent par leurs extrémités et forment un unique filament. On est revenu à la phase du filament pelotonné. Dans le noyau des cellules mères de pollen, avant de se souder, les filaments s'allongent ou s'écartent les uns des autres et prennent l'aspect de granulations disposées en chapelet.

Peu après, apparaît la membrane nucléaire autour de chaque filament pelotonné (fig. 14).

Le filament, relativement encore épais (fig. 19), commence à devenir finement granuleux et, généralement, perd la netteté de ses contours.

Le filament devient de plus en plus mince, et les microsomes y forment maintenant presque partout de simples rangées ; ses replis commencent à se dérouler en divers sens, puis ils s'accolent latéralement de distance en distance, et un réseau est formé. Les nucléoles apparaissent ensuite.

L'hyaloplasme s'est accru considérablement par rapport aux microsomes. On peut admettre, selon Strasburger, qu'une partie de la substance des microsomes s'est convertie en hyaloplasme.

C'est ainsi qu'a lieu normalement la division du noyau, tant chez les animaux que chez les végétaux. Dans les nombreux exemples qui ont été examinés jusqu'à présent,

on a bien constaté quelques différences de détail dans la marche du phénomène ; mais ces différences n'altèrent en rien le caractère fondamental de la division.

En résumé, la division du noyau se fait ainsi :

Au réseau du noyau au repos succède un filament unique, qui se fragmente ensuite en un certain nombre de segments plus ou moins flexueux, et généralement courbés en forme de V. Chez les animaux et chez quelques végétaux, au moment où la cellule va se diviser, on voit en outre apparaître dans le protoplasme, en deux points opposés qui correspondent aux deux pôles du noyau, deux lignes claires très fines qui constituent, en divergeant, deux sortes d'étoiles ou, comme on dit, deux *asters*.

La membrane du noyau se résorbe. Les fils achromatiques se montrent ; en même temps, les segments chromatiques sont comme repoussés à l'équateur du fuseau, où ils se disposent pour constituer une sorte de plaque perpendiculaire au grand axe du fuseau, la plaque équatoriale.

Bientôt les segments qui forment cette plaque se divisent longitudinalement ; les moitiés se séparent et forment deux groupes dont les éléments, suivant en sens contraire les fils achromatiques, se dirigent vers les pôles du fuseau. Là, ces segments se soudent bout à bout, de manière à reconstituer un réseau qui s'entoure ensuite d'une membrane et redevient un nouveau noyau.

On a cherché récemment à expliquer l'utilité des phénomènes si compliqués qui se manifestent pendant la division indirecte du noyau.

Vu l'importance que les nouvelles observations ont donnée au noyau dans les phénomènes de la fécondation et du pouvoir régénérateur, on est arrivé à cette idée qu'il fal-

lait que le noyau fût divisé en deux parties parfaitement semblables.

A la première segmentation du filament, les segments sont visiblement de très inégale grosseur, et ils peuvent souvent être disposés en masses très inégales sur les deux côtés de la plaque nucléaire. Ce n'est que parce qu'ils se fendent longitudinalement, et que les deux moitiés longitudinales se partagent sur les deux noyaux filles, que la division est véritablement égale dans tous les cas.

Et si, comme l'a dit Meuzer, plusieurs substances variées existent dans les disques microsomaires, la division longitudinale des segments serait encore le meilleur moyen pour distribuer ces substances régulièrement sur les deux noyaux filles.

2° Division directe.

Dans certaines cellules, telles que les cellules internodales des Characées, les cellules âgées du parenchyme de diverses Phanérogames (*Tradescantia*, *Orchis*, *Allium*), et les grains de pollen de diverses Angiospermes, on voit le noyau se diviser d'une manière beaucoup plus simple que précédemment. Il s'allonge, s'étrangle à son milieu, et se partage en deux moitiés qui s'isolent l'une de l'autre; les nouveaux noyaux en font autant, et ainsi de suite.

Parfois les étranglements ne se rejoignent pas au centre; la division demeure incomplète et les noyaux restent unis en chapelet.

Dans cette division, la membrane du noyau ne se résorbe pas, et il n'y a aucune fusion entre sa substance et le cytoplasme environnant.

On a donné à cette division directe du noyau le nom de fragmentation.

La fragmentation peut être provoquée artificiellement ; une blessure, une trop forte chaleur suffit pour la déterminer.

Là où l'on remarque la fragmentation du noyau, il ne se produit plus de division cellulaire ; les cellules n'ont plus d'autres fonctions que celles de nutrition physiologique ; il n'est donc pas nécessaire que les parties du noyau soient parfaitement égales ; aussi, comme conséquence, on voit se produire la division directe du noyau par étranglement.

III. — FUSION DE PLUSIEURS NOYAUX EN UN SEUL.

Dans les cellules à noyaux multiples formés par division indirecte, on voit souvent deux noyaux se rapprocher, se toucher, puis se confondre en un seul, en fusionnant jusqu'à leurs nucléoles.

C'est ainsi que le noyau du sac embryonnaire des Angiospermes résulte de la fusion de deux noyaux distincts.

D'autres fois, dans les cellules de l'albumen de diverses Angiospermes, plusieurs noyaux, trois, quatre ou davantage s'unissent en un seul.

Mais le cas le plus intéressant de fusion est celui où deux cellules pourvues de leurs noyaux, provenant de deux individus distincts, viennent à s'unir et à se confondre. Ici aussi, les deux noyaux se fusionnent pour n'en plus former qu'un. C'est le phénomène de la fécondation.

IV. — ROLE DU NOYAU DANS LA FÉCONDATION.

A la suite des travaux de ces dernières années sur la fécondation et les phénomènes qui l'accompagnent, il a été admis que l'acte intime de la fécondation consiste dans la fusion de la substance nucléaire de l'élément mâle avec celle de l'élément femelle.

L'élément mâle est une cellule pourvue d'un noyau; il en est de même de l'élément femelle.

Chez les animaux l'élément mâle ou spermatozoïde se forme ainsi. Dans les tubes séminipares de la grenouille, par exemple, on trouve d'énormes cellules à nombreux noyaux. A un moment donné, le protoplasme s'individualise autour de chacun de ces noyaux et fait saillie à la surface de la cellule, sous forme de petits bourgeons. Chacun de ces bourgeons renfermant un noyau devient de plus en plus saillant, s'étrangle à sa base, de façon qu'il n'est plus rattaché à la cellule multinucléaire que par un fin pédicelle. La cellule nucléée ainsi formée est appelée un spermatoblaste.

Les spermatozoïdes se forment aux dépens des spermatoblastes. On voit le noyau du spermatoblaste se modifier dans sa forme et sa réfringence. Est-ce vraiment le noyau qui se transforme, ou bien un nouveau corpuscule qui prendrait naissance dans son voisinage et se substituerait à lui?

La question est douteuse, d'autant plus que les choses ne paraissent pas se passer d'une manière absolument comparable chez les divers animaux.

Toujours est-il qu'à un certain moment on aperçoit, à la place du noyau du spermatoblaste, un corpuscule très réfringent, qui présente une ébauche de la forme de la

tête du spermatozoïde propre à l'animal étudié. En même temps, on voit le protoplasme du spermatoblaste former un filament effilé, qui s'allonge et sera la queue du spermatozoïde.

Ces transformations ont pu être suivies dans toutes leurs phases chez bon nombre d'invertébrés et de vertébrés.

Dans les Fougères, les anthérozoïdes se développent à peu près de la même manière que les spermatozoïdes.

La cellule centrale de l'anthéridie se divise par des cloisons transversales et longitudinales en petites cellules munies chacune d'un noyau, et dont chacune produit un anthérozoïde. La substance du noyau se condense, puis se fend en hélice pour former un ruban qui, une fois dehors, se déroule; c'est le correspondant de la tête du spermatozoïde. Le protoplasme de la cellule s'est divisé aussi en un certain nombre de filaments, qui sont attachés par un bout au ruban.

Dans les végétaux supérieurs, les grains de pollen représentent une cellule complète, et là, il n'est pas besoin, pour le reconnaître, d'avoir recours à l'étude du développement.

L'élément femelle est aussi une cellule nucléée ; elle est appelée oosphère chez les végétaux, ovule chez les animaux. Le noyau, chez ces derniers, a reçu le nom de vésicule germinative.

C'est surtout dans l'œuf des Echinodermes, de l'Oursin et de l'Etoile de mer, que la transformation de la vésicule germinative a été le mieux étudiée.

Lorsque l'œuf quitte l'ovaire, la vésicule germinative, dans l'*Asterias glacialis*, présente un volume assez considérable ; dans son intérieur s'étend un réticulum de filaments sarcodiques, auquel est attachée la tache germinative généralement unique.

A mesure que l'ovule approche de la maturation, son vitellus devient de plus en plus considérable, tandis que la vésicule germinative ne croît pas en proportion.

A l'état de liberté, la femelle évacue ses œufs dans l'eau de mer; c'est alors que la vésicule commence à présenter des modifications. Elle se rapproche de la partie de la surface dont elle était la plus voisine, puis, au bout de peu de minutes, elle commence à se flétrir (fig. 20).

La vésicule perd d'abord sa rondeur; ses contours deviennent moins réguliers; puis la membrane disparaît. Pendant ce temps, la tache germinative a subi aussi une série de changements; elle est devenue moins refringente, ses contours paraissent moins marqués; enfin elle est si pâle et si irrégulière qu'on a grand'peine à la distinguer. Traitée par les acides, elle a la propriété de se scinder en un certain nombre d'agglomérations arrondies.

Peu après, à la place de la vésicule, on ne voit plus qu'une tache claire ou un ensemble de taches diffuses; la tache germinative a cessé aussi d'être visible.

Chez des œufs coagulés par les acides, si on recourt encore aux réactifs, on retrouve les agglomérations de la phase précédente. Au-dessous de ce groupe de fragments on distingue une figure étoilée.

Fol a donné le nom d'aster à l'une de ces étoiles; il appelle amphiaster deux de ces étoiles reliées entre elles.

La présence de cet amphiaster indique qu'une division du noyau se prépare; et ce noyau, c'est la vésicule germinative.

L'amphiaster, d'abord parallèle à la surface du vitellus, lui devient perpendiculaire; l'une de ses extrémités, entourée d'une petite masse de protoplasme vitellin, fait saillie à la surface de l'œuf, sous forme d'une petite pro-

tubérance, dans laquelle passe une moitié de la plaque équatoriale; l'autre moitié reste dans l'œuf. Sa protubérance se resserre à la base; dans son intérieur, on voit souvent encore les restes des rayons bipolaires d'autrefois; ils disparaissent complètement. Cette protubérance reste accolée au vitellus par une surface relativement assez large; la séparation n'a lieu que très lentement par un processus presque impossible à expliquer; ensuite elle se détache de l'œuf et constitue le premier globule polaire.

L'aster resté dans le vitellus se raccourcit et passe par une période de repos assez brève; mais bientôt il devient plus net; il s'éloigne de la surface dont il s'était rapproché; les filaments bipolaires s'allongent, puis un second aster se forme à leur extrémité, et on a un nouvel amphiaster semblable au premier; puis, les phases de la division continuant, bientôt un second globule polaire est formé.

La partie du second amphiaster qui est restée dans l'œuf se transforme en un nouveau noyau, qui reste entouré de lignes claires et rayonnantes; d'abord immobile, tout en augmentant graduellement de volume, il se déplace pour se diriger vers le centre de l'œuf.

Ce nouveau noyau, reste de la vésicule germinative, à la suite de la division répétée qui a donné naissance aux globules polaires, est le noyau de l'œuf ou pronucléus femelle qui, au moment de la fécondation, jouera un rôle très important.

Des phénomènes semblables ont été observés dans l'œuf d'animaux appartenant aux divers embranchements.

Les observátions de Van Beneden sur le lapin permettent de supposer que, chez les Mammifères, la vésicule germinative donne aussi naissance aux globules polaires et au pronucléus femelle.

La disparition de la vésicule germinative et la formation des globules polaires sont complètement indépendantes de la fécondation, bien que, chez certains animaux, elles puissent se produire indifféremment avant ou après.

En résumé, il est acquis aujourd'hui que, chez le plus grand nombre d'animaux, l'œuf subit une importante modification : son noyau se divise en suivant le même processus que dans une cellule ordinaire. Le vitellus se divise aussi en même temps, mais très inégalement, puisque l'un des produits de la division est une petite cellule polaire, tandis que l'autre est l'œuf devenu fécondable et pourvu de son noyau femelle.

Relativement aux phénomènes qui accompagnent l'acte intime de la fécondation, mettant en présence sous le microscope des ovules et des spermatozoïdes de l'*Asterias glacialis*, M. Fol a pu constater les faits suivants.

Dès que l'œuf est en contact avec le liquide séminal, les spermatozoïdes l'entourent; mais l'un d'eux devance les autres et paraît exercer une sorte d'attraction sur la substance périphérique du vitellus; celle-ci s'élève en une petite protubérance qui forme une pointe, à laquelle vient se fixer la tête du spermatozoïde, et elle paraît l'attirer vers l'intérieur ; c'est le cône d'attraction.

La queue du spermatozoïde perd sa mobilité et reste encore visible pendant quelque temps après que la tête a été attirée dans l'œuf. A sa place apparaît une seconde protubérance, le cône d'exsudation, que Fol croit devoir être formé d'un mélange de la substance périphérique avec celle du filament. Le cône prend diverses formes, puis, au bout d'un certain temps, rentre dans l'œuf.

Bientôt, à l'endroit où a disparu le spermatozoïde, on voit une tache claire autour de laquelle se forme un aster.

Fol l'a appelé le pronucléus mâle; Herwig, le noyau spermatique.

Ce noyau s'avance ensuite dans le vitellus, pendant que ses rayons s'agrandissent dans la direction du pronucléus femelle. Quand ils ne sont plus qu'à une petite distance l'un de l'autre, ces noyaux s'attirent réciproquement, arrivent à se toucher, et alors se fusionnent.

Dès qu'un spermatozoïde a pénétré dans le vitellus, l'œuf, qui, jusque là, était une cellule nue, se recouvre d'une membrane qui empêche toute pénétration ultérieure de spermatozoïdes. Un seul spermatozoïdè est donc suffisant pour la fécondation : il est même nécessaire qu'il n'y en ait qu'un; car on a remarqué que, quand plusieurs spermatozoïdes arrivant en contact en même temps avec l'œuf, peuvent tous pénétrer dans le vitellus, les pronucléus mâles se fusionnent bien avec le pronucléus femelle ; mais que, si le développement a lieu, on aura une monstruosité. M. Balbiani, dans ses recherches sur le lapin, a constaté les mêmes phénomènes. D'autres savants ont pu aussi les observer chez des animaux appartenant aux divers embranchements. Toujours on a vu que le spermatozoïde, après avoir pénétré dans le vitellus, perd son filament caudal; sa tête se gonfle, et il devient le noyau mâle, qui va à la rencontre du noyau femelle, reste de la vésicule germinative, et se fusionne avec lui.

On peut donc dire, avec Herwig, que la fécondation chez les animaux consiste dans la fusion de deux noyaux différenciés.

Flemming ayant constaté que la tête du spermatozoïde est formée par la chromatine du noyau de la cellule dans laquelle il a pris naissance, et, d'autre part, que le noyau femelle est constitué surtout par la majeure partie de la

chromatine de la vésicule germinative, admet que l'acte intime de la fécondation consiste dans la fusion de la substance chromatique de l'élément mâle avec celle de l'élément femelle.

Chez les plantes, on observe des phénomènes à peu près analogues à ceux que l'on rencontre chez les animaux. Avant la fécondation, le noyau de l'ovule se débarrasse aussi d'une partie de son contenu. Chez les Ephedra, les Picea, les Pinus, on le voit se rapprocher de la surface et se diviser en deux moitiés, dont l'une sort de l'ovule et constitue, avec un peu de protoplasme, la cellule du canal considérée comme l'homologue des globules polaires des animaux, tandis que l'autre se dirige vers le centre de l'ovule; c'est le pronucléus femelle.

Dans les Cryptogames vasculaires et dans les Muscinées, il se produit aussi un phénomène semblable; chez les Phanérogames, on n'a pas vu jusqu'à présent de division se produire dans l'oosphère avant la fécondation.

La fécondation se fait chez les plantes dont les organes mâles sont des anthérozoïdes de la même manière que chez les animaux. Seulement, après la pénétration de l'anthérozoïde dans le protoplasme, on n'a pas encore pu observer le pronucléus mâle.

Dans les Phanérogames et les Gymnospermes, où l'élément mâle est le grain de pollen, voici ce qui a été observé.

Une fois le grain de pollen formé, le noyau se divise suivant le mode ordinaire; puis, entre les deux noyaux, il se fait, dans le protoplasme, une cloison en forme de verre de montre. Cette cloison passe à l'état de cellulose et persiste chez les Gymnospermes ; chez les Angiospermes, elle reste de nature protoplasmique et se décolle d'avec la membrane du grain; une petite cellule flotte alors dans la

grande; plus tard la membrane disparaît complètement, et les deux noyaux qui restent dans ce grain de pollen sont les seuls témoins de la division qui s'est opérée.

Chez les Gymnospermes, le noyau de la grande cellule passe seul dans le tube pollinique; celui de la petite cellule s'est détruit. Ce noyau se divise plus tard en deux nouveaux noyaux autour desquels le protoplasme se condense, puis se revêt d'une mince membrane. Le noyau de la cellule la plus rapprochée du sommet du tube pollinique présente encore une nouvelle bipartition.

Le tube pollinique, poursuivant sa marche, arrive enfin au sommet de l'oosphère. Les noyaux qui se trouvent à son extrémité se fondent alors dans le protoplasme qui les entoure; puis une partie de la substance formée du mélange du noyau et du protoplasme pénètre dans l'oosphère. Les deux substances se séparent alors; la protoplasmique se mélange à celle de l'oosphère; l'autre, la nucléaire, se condense en un noyau muni d'un nucléole.

On admet que ce nouveau noyau n'est autre que celui du tube pollinique, qui s'est diffusé pour pénétrer à travers la paroi du sac embryonnaire et entrer dans l'oosphère : c'est le noyau mâle.

Comme chez les animaux, dès que l'élément mâle a pénétré dans l'oosphère, celle-ci se recouvre d'une membrane.

Bientôt les deux noyaux se rapprochent, s'unissent, puis on n'a plus qu'un noyau unique; l'œuf est fécondé.

Chez les Angiospermes, la marche du phénomène est à peu près la même; seulement les deux noyaux passent dans le tube pollinique; celui de la petite cellule disparaît bientôt, l'autre ne se fond que plus tard dans le protoplasme qui se trouve à l'extrémité du tube.

La substance contenue dans le tube pollinique, au lieu de

passer directement dans l'oosphère comme précédemment, traverse d'abord l'une des synergides, qui change aussitôt d'aspect : le noyau de cette cellule disparaît et son contenu devient granuleux comme celui du tube pollinique.

La synergide change de forme et ce qu'elle contient diffiue dans l'oosphère, qui aussitôt se revêt alors d'une membrane de cellulose. On ne tarde pas à y apercevoir le pronucléus mâle, puis la conjugaison avec l'élément femelle a lieu comme ci-dessus.

Après la fécondation, chez les animaux comme chez les végétaux, l'œuf redevient une véritable cellule, ne possédant qu'un seul noyau qui, pendant la segmentation, se comporte comme tous les noyaux qui se multiplient par division indirecte.

Le noyau fécondé, provenant de la fusion du pronucléus mâle et du pronucléus femelle, donne naissance aux noyaux de toutes les cellules des organismes.

On peut donc dire, avec M. Balbiani, que le premier noyau de segmentation est un mélange de la matière du père et de celle de la mère, et que chaque noyau cellulaire du nouvel individu renferme des molécules de ce mélange.

La division si compliquée du noyau pourrait donc s'expliquer ainsi : qu'il faut qu'il soit toujours divisé en deux parties exactement semblables pour que dans chaque cellule le noyau contienne dans la même proportion le mélange de la matière du père et de celle de la mère.

FONCTIONS DU NOYAU.

M. Strasburger avait tout d'abord été amené à cette conclusion générale, que le noyau préside à la division des

cellules, en se divisant le premier; mais, dans son dernier ouvrage, il remarque que, chez les animaux et aussi chez quelques végétaux, aux deux pôles du noyau, dans le protoplasme, on trouve deux systèmes radiés, avant qu'une ordonnance dicentrique quelconque ait pu être remarquée dans le noyau de la cellule. Il en conclut que le cytoplasme influe sur la division du noyau.

Dans la fécondation, le noyau joue sûrement un rôle important; mais quel est-il au juste? La nucléine contient du phosphore. Le noyau serait-il simplement le lieu de concentration et d'utilisation du phosphore ?

A cette question on ne peut donner encore de réponse définitive. Tout ce qui regarde le rôle du noyau est, d'ailleurs, enveloppé d'une égale obscurité. Les théories ingénieuses, successivement émises par les savants les plus compétents, sont ébranlées, sinon contredites par chaque observation nouvelle, et même abandonnées par leurs auteurs. Nous devons nous résigner à attendre que la science, si elle peut le dire, ait dit son dernier mot, et, en attendant, contribuer, chacun selon notre pouvoir, à déchiffrer l'énigme qui lui est proposée.

BIBLIOGRAPHIE

AUERB.

BALBIANI. *Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire*. Comptes rendus de l'Académio des sciences (t. LXXXIII, 1876).

BALBIANI. *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus*. Zoolischer Anzeigor, 1881.

BALBIANI. *Leçons sur la fécondation*. Journal de Micrographie, 1879-1881.

BARANETZKY. *Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien*. Betanische Zoitung, 1880.

BLOCHMANN. *Bemerkungen zu einem neuen Erklœrungsversuehe der Kargokinese*. Zoolischer Anzeiger, 1881.

BUTSCHLI. *Eizelle, Zelltheilung und Zellbildung*. Francfort, 1876.

FLEMMING. *Beitrœge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen*. Archiv für Micreskepische Anatomio, 1882.

FOL. *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux*. Mémoires do la Société do physique et d'histeire naturelle de Genèvo, 1879.

GIARD. *Sur la signification morphologique des globules polaires*. Associatien française pour l'avancement dos sciencos. Congrès du Havre, 1877.

GUIGNARD. *L'embryogénie des légumineuses*. Thèse pour le doctorat, 1882.

GUIGNARD. *Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des orchidées*. Annales des sciences naturelles (6e série, t. XIV, 1882).

GUIGNARD. *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux*. Annales des sciences naturelles (6e série, t. XVII, janvier 1884).

HANSTEIN. *Bewegungserscheinungen des Zellkerns*. Botanische Zeitung, 1872.

HENNEGUY. *Note sur la division cellulaire ou cytodiérèse*. Association française pour l'avancement des sciences. Congrès de La Rochelle, 1882.

HENNEGUY. *L'ovogénèse et la fécondation chez les animaux*. Archives de Tocologie, mai 1884.

HERTWIG. *Beitræge zur Kenntn, der Bildung, etc., des thierischen Eies*. Morphol. Jahrb. 1878.

JOHOW. *Die Zellkerne von Chara fœtida*. Botanische Zeitung, 1881.

KORSCHELT. *Ueber die eigenthümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von Chironomus plumosus*. Zoologischer Anzeiger, avril 1884.

LEYDIG. *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere*. Bonn, 1883.

NUSSBAUM. *Ueber die Verænderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung; ein Betrag zur Lehre der Vererbung*. Archiv für Microskopische Anatomie, février 1884.

PEREZ. *Sur la fécondation de l'œuf chez l'oursin*. Comptes rendus de l'Acad. des sciences (t. LXXXIV).

PFITZNER. *Ueber den feineren Bau der beider Zelltheilung auftretenden faderfœrmigen differenzirungen des Zellkerns*. Morphol. Jahrbuch, 1881.

SABATIER. *Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général.* Montpellier, 1881.

SELENKA. *Beobachtungen über die Berfruchtung der Eies von Toxopneustes variegatus.* 1877.

SELENKA. *Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus.* Leipzig, 1878.

STRASBURGER. *Ueber den Theilungsvargang der Zellkerne und das Verhæltniss der Kerntheilung zur Zelltheilung.* Bonn. 1882.

STRASBURGER. *Die controversen der Indirecten Kerntheilung.* Archiv für Microskopische Anatomie, fév. 1883.

STRASBURGER. *Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallare.* Botanische Zeitung, mai 1884.

SACHS. *Traité de botanique* (trad. par Van Tieghem), Paris, 1874.

SCHMITZ. *Sitzber. der niederh gesellsch. f.* Natur und Heilkunde in Bonn, 1880.

TANGL. *Die Kern und Zelltheilung bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva.* Deukschr. der Wien. Acad. d. Wiss. 1882.

VAN BENEDEN. *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères.* Bull. acad. de Belgique, XV, 1875.

VAN TIEGHEM. *Traité de botanique.* Paris, 1883.

ZACHARIAS. *Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns.* Botanische Zeitung, 1881.

ZACHARIAS. *Ueber die Spermatozoiden.* Botanische Zeitung, 1881.

EXPLICATION DES FIGURES

Les figures 1 à 16 font voir la division du noyau dans la matière pariétale du sac embryonnaire de la *Fritillaria Imperialis*. (D'après Strasburger.)

Les figures 17 à 22 ont été tirées de Fol.

Fig. 17. — Le vitellus de l'*Asterias glacialis* après quelques minutes de séjour dans l'eau de mer. La vésicule germinative est ratatinée et sa membrane s'est plissée.

Fig. 18. — La vésicule germinative s'est dispersée; la tache germinative de forme irrégulière est à peine visible.

Fig. 19. — Représente la portion du vitellus renfermant le premier amphiaster.

Fig. 19'. — L'œuf au moment où le premier globule polaire commence à se détacher.

Fig. 20. — Le pronucléus femelle vient de se former; les globules polaires sont retenus par une mince pellicule.

Fig. 21. — Le pronucléus mâle vient d'apparaître dans le vitellus.

Fig. 22. — Les pronucléus mâle et femelle se sont fusionnés; l'œuf est fécondé.



Nancy. — Imp. Nancéienne, 1, rue de la Pépinière. — Direct. : PIERSON.

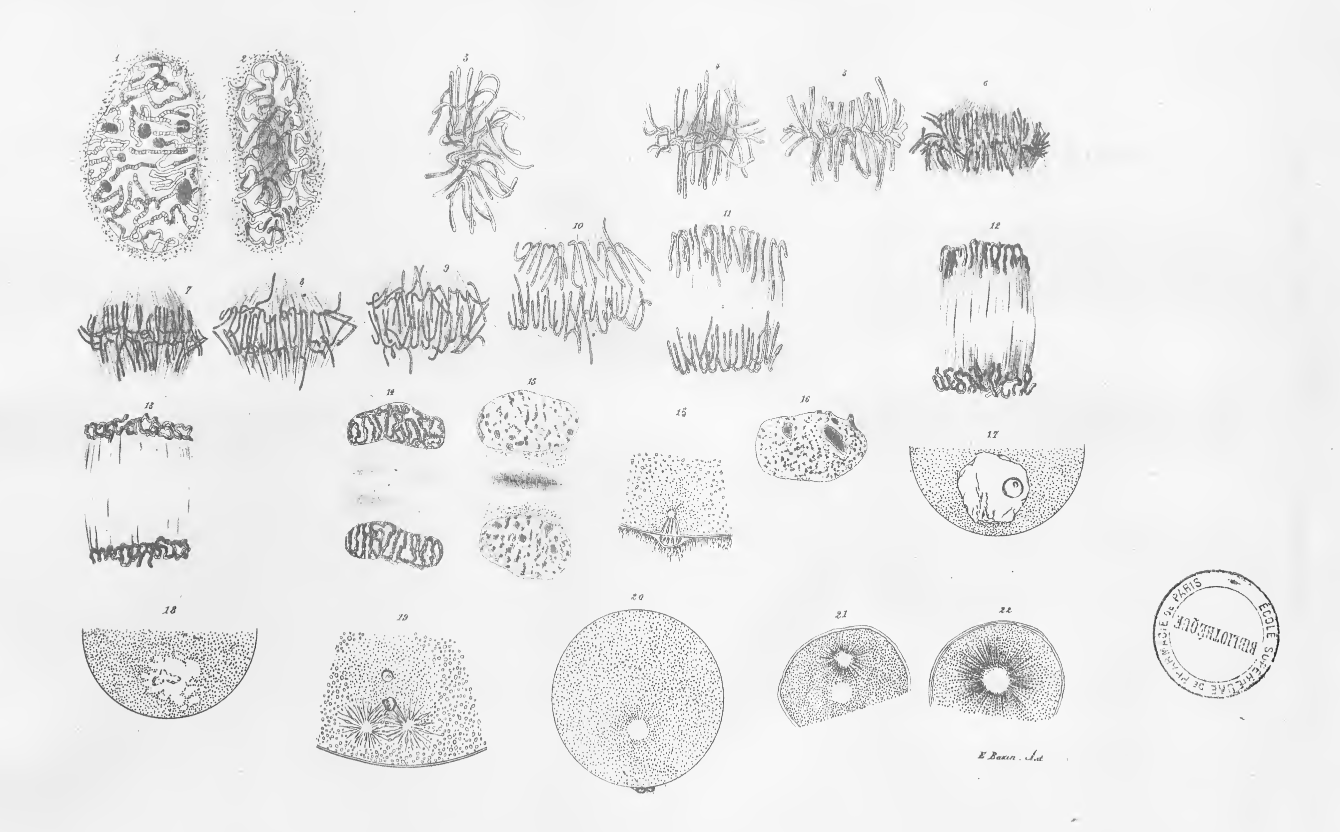

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
15
16
17
18
19
20
21
22
E Bazin . del

TABLE DES MATIÈRES

